Ein neues Chamäleon aus Tanzania, mit Bemerkungen über Mimese bei Echsen (Reptilia: Sauria)

von

WOLFGANG BÖHME

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

In noch unkatalogisierten, älteren Sammlungsbeständen fand sich kürzlich ein männliches Chamäleon, das die Beschriftung „Neu Mufindi, 1929" trug. Sein bizarrer Habitus, bedingt durch einen Rücken- und Schwanzkamm aus lanzettartigen Schuppen sowie durch seitlich abstehende ebensolche Lanzettschuppen an Flanken und Schwanzseiten, schien eher den Lebensformtyp eines bodenlebenden brookesiinen Chamäleons als den einer arborikolen *Chamaeleo*-Art zu repräsentieren. Die angeführten Merk-

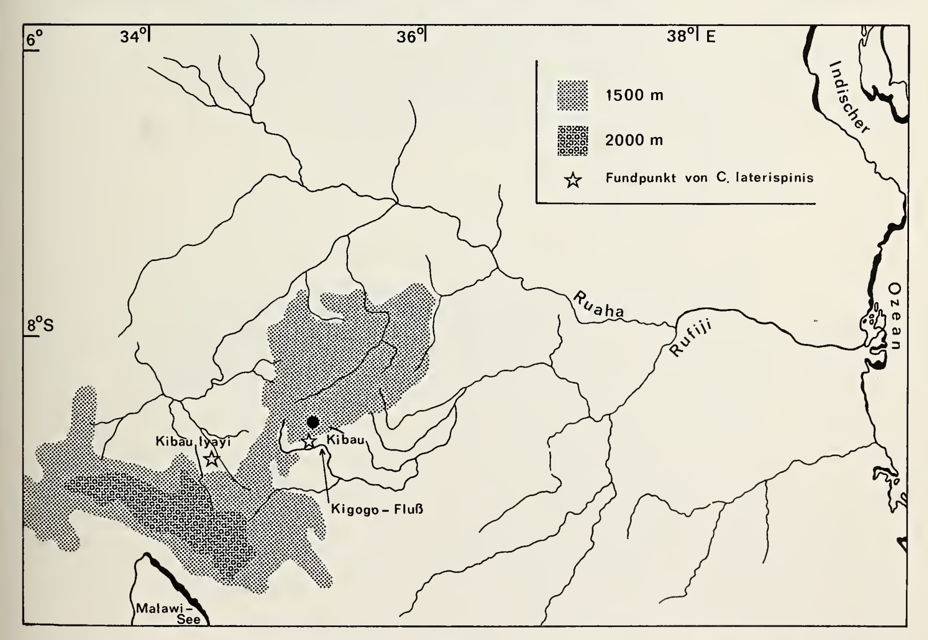


Abb. 1: Lage und Lagebeziehung der beiden Fundpunkte (= Terrae typicae) beider *Chamaeleo laterispinis*-Formen. Zeichnung: U. Bott (ZFMK).

male entsprechen der Diagnose von *Chamaeleo laterispinis* Loveridge, 1932, einer bis heute nur nach der aus drei ♂ bestehenden Typenserie bekannten Art, die aus „Kigogo near Mufindi", Tanzania, stammt (Loveridge 1932: 381). Ausführliches Kartenstudium ergab, daß Mufindi — im Uzungwe-Gebirge gelegen — heute Kibau heißt, daß Neu-Mufindi — heute Kibau Iyayi — in einiger Entfernung westlich (ca. 80 km) davon liegt, daß aber ein 1 500 m hohes Gebirgsplateau samt einer Wasserscheide beide Fundorte voneinander trennt (Abb. 1).

Die Beschreibung von *C. laterispinis* durch Loveridge (1932: 381, 1933: 341) und Hechenbleikner (1940: 245 f.), die Abbildung des Typusexemplares (MCZ 31386)[1]) bei Loveridge (1933: pl. 3, fig. 3), vor allem aber die Vorlage eines der beiden Paratypen (ZMA 10250)[1]) zum Direktvergleich ergaben, daß unser geographisch isoliertes Exemplar in der Ausformung seiner Merkmale so stark abweicht, daß die Annahme individueller Variabilität innerhalb von Populationen sowie sexualdimorpher oder altersbedingter Variation nicht geeignet ist, die Verschiedenheiten zu erklären, die sogar eine unterschiedliche Nischenpräferenz nahelegen. Wegen seiner allopatrischen Verbreitung fasse ich das Chamäleon aus Kibau Iyayi zwar als artgleich mit *C. laterispinis* auf, bewerte es aber als morphologisch besonders distinkte und ökologisch wahrscheinlich anders eingenischte Form, die sich durch die chorologische Beziehung ihres Fundortes zur Terra typica der Art auch historisch interpretieren läßt. Sie zu beschreiben und ihre Merkmale in bezug auf die Lebensweise zu erörtern, ist erstes Ziel dieser Arbeit; darüber hinaus einen Diskussionsbeitrag zu struktureller und ethologischer Mimese bei Chamäleons und anderen Echsen zu leisten, das zweite.

Beschreibung der neuen Form

Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis ssp.n.

Diagnose: Eine Unterart von *Chamaeleo laterispinis,* die sich von der nunmehr als Nominatform aufzufassenden Population aus dem Kigogo-Gebiet bei Kibau durch vergrößerte Lanzettschuppen des Rücken- und Schwanzfirstes, durch stark vergrößerte, aber in der Anzahl verminderte Flankentuberkel sowie durch den Besitz seitlich abstehender Schwanzdornen unterscheidet. Diese Merkmalsausformungen sind beim ♂ bereits bei einer Kopf-Rumpflänge (KRL) von 56 mm vorhanden, während sie bei den adulten *C. l. laterispinis*-♂ auch bei KRL-Werten von 65–67 mm viel schwächer oder gar nicht (laterale Schwanzstacheln) ausgeprägt sind. Die ♀ sowohl der neuen als auch der Nominatform sind noch unbekannt.

[1]) MCZ: Museum of Comparative Zoology, Cambridge/Mass.; ZMA: Zoölogisch Museum, Amsterdam

Derivatio nominis: Das Subspezies-Epithet für dieses Chamäleon soll ausdrücken, daß die charakteristischen Merkmalsausprägungen zum Habitusresultat eines *Brookesia*-artigen Lebensformtyps geführt haben.

Holotypus: ZFMK 30785, ♂, Kibau Iyayi (= Neu Mufindi), südwestl. Uzungwe-Berge, S-Tanzania. Ohne Sammlerangabe, 1929. Abb. 2 unten, Abb. 3 a.

Körper gedrungen, nur wenig höher als breit. Schwanz deutlich kürzer als Kopf-Rumpf. Helm hinten schwach erhöht, Entfernung vom Mundwinkel zur Helmspitze etwa ebenso groß wie die Länge der Mundspalte. Parietalkamm schwach angedeutet, seine vordere Gabelung im Bereich eines erhabenen Buckels im Stirnbereich kaum erkennbar. Occipitalleisten enden vorn je mit einer rigiden Dornschuppe; Occipitallappen klein, an der Mittellinie aneinanderstoßend, aber keine gemeinsame Naht bildend; an ihrem unteren Ende steht je eine weiche, bewegliche Tuberkelschuppe. Rückenfirst mit je fünfzehn beweglichen, lanzettartigen Schuppen versehen, deren vier hintere am spitzesten und längsten sind. Flanken heterogen beschuppt, mit je einem Paar großer, mit den Spitzen gegeneinander gerichteter, wei-



Abb. 2: Lateralansichten des Paratypus ZMA 10250 (oben) von *Chamaeleo laterispinis laterispinis* und des Holotypus ZFMK 30785 (unten) von *C. l. brookesiaeformis* in natürlicher Größe. Photo: E. Schmitz (ZFMK).

cher, seitlich abstehender Lanzettschuppen im vorderen, und je einer einzelnen solchen Schuppe mit nach hinten gerichteter Spitze im hinteren Flankenbereich. Kehle und Bauch homogen kleinschuppig, ohne Kehl- und Bauchkamm, aber mit einer V-förmig angeordneten Serie vergrößerter Tuberkelschuppen längs des Innenrandes der Unterkieferäste. Vorderextremitäten mit besonders vergrößerten spitzen Tuberkelschuppen im Handwurzelbereich, Hinterextremität mit ebensolchen Schuppen an Femur und Tibia, am stärksten oberhalb der Fußwurzel. Schwanzfirst nach einem 6 mm langen Diastema hinter dem Rückenkamm mit spitzen Lanzettschuppen, die etwa halb so groß wie die des Rückenfirstes sind und erst im letzten Schwanzdrittel kleiner und undeutlicher werden. Beiderseits des Schwanzfirstes eine Reihe von fünf langen, isolierten, leicht versetzt angeordneten Dornschuppen, die seitlich abstehen, deren Spitze jedoch leicht nach oben und hinten weist.

Färbung (im Alkohol) einfarbig tiefschwarz; keine Reste von Lebendfärbung oder -zeichnung mehr erkennbar.

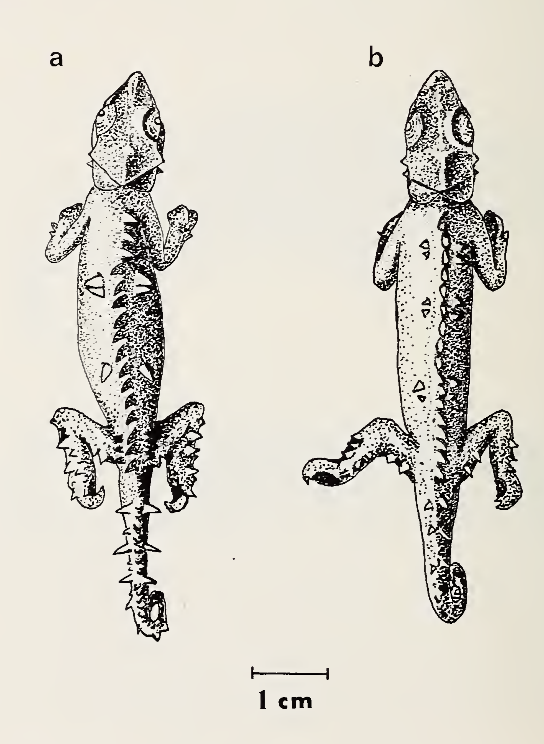


Abb. 3: Halbschematisierte Dorsalansichten von *Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis* (a) und *C. l. laterispinis* (b) in natürlicher Größe. Zeichnung (nach Vorlage des Verfassers): U. Bott (ZFMK).

Kopf-Rumpflänge 56 mm, Schwanzlänge 44 mm, Entfernung Mundwinkel–Helmspitze 10, 9 mm, Länge der Mundspalte 11 mm.

Verbreitung und Chorologie: Wie aus Abb. 1 zu ersehen, liegt die Typuslokalität von *C. laterispinis brookesiaeformis* südwestlich des 1 500 m hohen Plateau-Isthmus, der die Uzungwe-Berge mit dem südlich anschließenden Kipengere-Hochland verbindet. Das stark vereinfacht dargestellte hydrographische System entwässert zunächst nach Nordwesten, dann nach Nordosten in den Ruaha-Fluß. Der auf dem Plateau entspringende Kigogo-Fluß entwässert dagegen nach Osten zum Rufiji-Fluß und fließt bereits in seinem Oberlauf in einem Tal, das das Hochplateau einschneidet. Beide Fundorte liegen also unterhalb der 1 500 m-Isophypse westlich und östlich der Wasserscheide zwischen Ruaha und Rufiji. Wenn auch von der überaus seltenen, nur zweimal gesammelten und seit 1930 nicht wieder gefundenen Art nur zwei Fundpunkte bekannt, daher bei intensiver Nachsuche weitere wahrscheinlich sind, ist aufgrund der vorhandenen Information anzunehmen, daß diese sich im Bereich der Flußläufe finden werden, nicht aber auf dem Plateau selbst, das mithin als eine wirksame geographische Barriere zwischen beiden hier unterschiedenen Formen betrachtet werden kann. *Chamaeleo laterispinis* wäre demnach nicht als Montan-, sondern als submontanes Chamäleon zu kennzeichnen.

Beziehungen: Die Stellung von *C. laterispinis* innerhalb seiner Gattung wird schon von Loveridge (1932: 381) als isoliert und „with no near relatives" bezeichnet. Auch nach Hechenbleikner (1940: 246) hat es „no immediate relatives but apparently represents one step further in the development of such species as *tempeli* and *fuelleborni* the latter of which it most closely resembles." Hillenius (1959) bezieht die Art in seine Gruppengliederung der Gattung nicht ein, stellt aber *C. tempeli, C. fuelleborni* und *C. werneri* in seine *„C. bitaeniatus-* group" (l.c.: 65). Klaver (1981 a: 52) schlägt für die genannten Arten plus *C. laterispinis, C. incornutus* und *C. affinis* eine eigene Verwandtschaftsgruppe vor, der möglicherweise auch *C. goetzei* angehört. Diese Gruppe läßt sich — jedoch ohne *C. affinis* — auch durch Hemipenismerkmale synapomorph definieren (Klaver & Böhme, im Druck).

Die isolierte Position, die Loveridge (l.c.) und Hechenbleikner (l.c.) *C. laterispinis* zumessen, wird mit dem stachlig wirkenden Habitus der drei typischen ♂ begründet, deren Flankentuberkeln auch zur Speziesbenennung führten. Beim Vergleich dieser Tiere mit unserem Exemplar fanden wir jedoch die Ausprägung dieser schon auffälligen Strukturen noch weit in den Schatten gestellt. Die unser Exemplar auszeichnenden Unterschiede sind

— nicht geschlechtsbedingt, da alle vier bekannten Individuen männlich sind;

— nicht altersbedingt, da unser Exemplar kleiner ist als die drei unter sich

überaus einheitlichen ♂ aus Kigogo: „In the three specimens at hand (all males) there is no variation worthy of mention" (Heckenbleikner 1940: 245). Der Ausbildungsgrad der Hemipenes läßt sogar darauf schließen, daß der Typus von *C. l. brookesiaeformis* im Gegensatz zu den drei typischen *C. l. laterispinis*-♂ noch nicht voll adult ist, man also bei voll adulten ♂ mit einer noch stärkeren Ausformung der Bestachelung rechnen kann;

— nicht individuell, da 1. die drei bekannten ♂ der Nominatform äußerst uniform sind (vgl. vorigen Absatz) und 2. die *C. l. brookesiaeformis* auszeichnenden Charakteristika über das Maß an Verschiedenheiten hinausgehen, das — nach einiger Erfahrung in dieser Tiergruppe — bei anderen Chamäleons Unterarten trennt, einschließlich auch historisch wohlbegründeter, wie z. B. bei *C. quadricornis* (vgl. Böhme & Klaver 1981).

Mit diesen Argumenten hoffe ich die Kritik entkräften zu können, die sich an der Benennung und Beschreibung von Unterarten nach nur einem Exemplar besonders leicht entfachen kann. Die einzige plausible Erklärung der beobachteten Unterschiede ist die Annahme geographischer Variation, die durch räumliche und zeitliche Trennung zur Entstehung einer neuen Form geführt hat. Zwar sind fast alle der dargestellten und dokumentierten Charakteristika der neuen Form graduelle Unterschiede gegenüber *C. l. laterispinis,* das heißt übersteigerte Ausformungen der bei der typischen Form bereits angelegten Strukturen. Das Ergebnis dieser graduellen Unterschiede ist jedoch ein essentiell verschiedener Habitus, wie der Vergleich der Lateral- und Dorsalansichten (Abb. 2 und 3) beider Formen verdeutlichen soll. Dies hat Bedeutung für Rückschlüsse auf die Lebensweise.

Struktur und Lebensweise: Als die am stärksten an eine arborikole Lebensweise angepaßten Echsen sind Chamäleons in ihrer Gestalt so stark determiniert, daß Abweichungen in der äußeren Körpergestalt nur sehr schwer möglich sind, „i. e. not deviating from a once acquired 'Bauplan' " (Klaver 1981: 54). Genetische Divergenzen lassen sich daher, muß man sich auf morphologische Methoden beschränken, z. B. durch Genitalmerkmale besser als durch den Vergleich der äußeren Morphologie nachweisen (Böhme & Klaver 1980). Lediglich Ornamente wie Schnauzenfortsätze, Kopfhörner, Occipitallappen, Fersensporne etc., die Bedeutung auch für innerartliche Kommunikation haben und teils der Geschlechtererkennung dienen, unterliegen größerer zwischenartlicher Variabilität; ihr Auftreten kann auch durch „character displacement" gesteuert sein (Rand 1961, Böhme & Klaver 1981: 326). Letzteres betrifft natürlich vor allem die laterale oder manchmal auch die frontale Silhouette des Tieres. Bei *C. l. brookesiaeformis* ließe sich der stark gesägte Rücken- und Schwanzfirst noch in diesem Sinne deuten. Jedoch hat der Körperumriß die ebenso wichtige Funktion, das Tier zu tarnen, bei arborikolen Chamäleons also möglichst blattähnlich zu sein.

Hier sind es neben dem mehr rundlichen Körperquerschnitt der neuen Form vor allem die seitlichen Rumpflanzetten und Schwanzdornen, die erst in der Aufsicht wirksam werden (vgl. Abb. 3 a) und daher sicher nicht der innerartlichen Kommunikation dienen, sondern gegenüber von oben kommenden Predatoren eine Konturauflösung erzielen sollen! Sie erinnern stark an die unter den *Brookesia*-Arten Madagaskars weit verbreitete „Rükkensäge" (zur Dokumentation vgl. die Abbildungen bei Brygoo 1978) und legen nahe, daß *C. l. brookesiaeformis* ein Leben in Bodennähe führt und eher in totem Zweig- und Blattwerk als in lebendem Laub Gestalt-Camouflage betreibt.

Die im Vergleich dazu nur angedeutete Bestachelung der Nominatform ist für eine entsprechende Hypothese sicher nicht ausreichend, was durch die Angaben von Loveridge (1933: 342) gestützt wird, der die drei ♂ grün gefärbt und kletternd in größerer Höhe über dem Boden fand.

C. l. brookesiaeformis wäre damit der vierte Fall, in dem die so extrem ans Baumleben angepaßten Chamäleons versucht hätten, sekundär zum Bodenleben zurückzukehren. Außer den Brookesiinae (sensu Klaver 1981 a: 55), die diesen Schritt offenbar als erste taten, ist später der der *C. chamaeleon*-Gruppe nahestehende *C. namaquensis* diesen Weg gegangen und weist bedeutende Neu-Adaptationen auf. Es hat in seiner Verwandtschaftsgruppe den „stachligsten" Rückenfirst: zweifellos eine als Trockenpflanzenmimese deutbare Anpassung. Schließlich sind auch einige nordafrikanische Wüstenpopulationen von *C. chamaeleon* dabei, die Bodennische verstärkt zu nutzen. Sie haben bereits die Fähigkeit zur Grünfärbung verloren, werden aber als eigene Unterart *saharicus* L. Müller nicht anerkannt (Werner 1912, Mertens 1971, Hillenius 1978, Klaver 1981 b: 228). Der Spezialisationserfolg ist also mit dem phylogenetischen Alter der sekundären Neuanpassungen korreliert, wobei *C. l. brookesiaeformis* diesen Weg zuletzt, in etwa zeitgleich mit der *saharicus*-Form von *C. chamaelon* eingeschlagen haben dürfte.

Eine weitere interessante Frage wäre, ob die hier als somatolytisch in totem Blatt- und Zweigwerk gedeuteten Strukturen von *C. l. brookesiaeformis* auch von flankierenden Verhaltensmerkmalen begleitet werden, das heißt, ob dieses Chamäleon, wie von den bodenlebenden Brookesiinae und dem ebenfalls bodenlebenden *C. namaquensis* bekannt, bei Behelligung in kataleptische Akinese verfällt. Dies ist wie die anderen Aspekte der Lebensweise erst dann zu klären, wenn einmal lebende Exemplare dieses aberranten Chamäleons zum Studium verfügbar sein werden. Obwohl wir hier also bis jetzt auf Spekulationen angewiesen sind, soll die allgemeine Problematik der Mimese bei Chamäleons und anderen Echsen, die sich aus der Wechselbeziehung zwischen Struktur und Verhalten ergibt, im folgenden Abschnitt näher diskutiert werden.

Über Mimese bei Echsen

Eine wesentliche ethologische Besonderheit baum- oder strauchbewohnender Chamäleons ist, daß sie ihre auf das Nachahmen lebender Blätter adaptierte Strukturmimese durch das berühmte „Windschaukeln" ergänzen, wenn sie sich behelligt fühlen. Sie ahmen also die im Freien praktisch stets vorhandene Wind- oder Luftzugbewegung der Blätter nach, um nicht in leicht bewegtem Blattwerk als statischer Punkt aufzufallen. Mertens (1942: 25) vergleicht dies mit Recht mit der bekannten „Windmimese" vieler Gespenst- und Fangheuschrecken. Diese analoge Wechselbeziehung zwischen Struktur und Verhalten zwischen zwei völlig verschiedenen Tiergruppen kann jedoch auf höchst eindrucksvolle Weise ergänzt werden. Denn bekanntlich zeigen die ebenfalls zur Ordnung Phasmatodea gehörenden Stabheuschrecken, die ja nicht Blätter, sondern Zweige imitieren, bei Behelligung eine kataleptische Akinese-Reaktion, die sich in ganz analoger Weise bei den bodenlebenden Chamäleons der Gattungen *Rhampholeon* und *Brookesia* wiederfindet! Belegt ist Akinese für *Rhampholeon spectrum* (Mertens 1942: 13) aus Afrika sowie für die madagassischen *Brookesia stumpffi* (Mertens 1951: 330) und *B. ramanantsoai* (Böhme 1974: 82), und wird von Brygoo (1978: 7) als „immobilisation réflexe" als typisches Merkmal für die Gattung *Brookesia* insgesamt angeführt.

Man sollte daher erwarten, daß auch der bodenlebende *Chamaeleo namaquensis,* dessen Strukturmerkmale (Rückenfirst) bereits im vorigen Abschnitt als Trockenpflanzenmimese (Somatolyse) gedeutet wurden, eine entsprechende Verhaltenskorrelation aufweist. Die gründliche Lektüre der Monographie von Burrage (1973) lehrt dann tatsächlich, daß „if chanced when at rest, it kept perfectly still, except the eyes, which rivet on its tormentor. There is no colour change, nor any reaction to having hands passed over them, or fingers straddling them" (Burrage l.c.: 73)! Es zeigt sich also, daß auch hier — trotz phylogenetisch jüngerer Neuanpassung ans Bodenleben — die Strukturen bereits von kataleptischem Verhalten begleitet sind.

Unter den totes Laub- und Astwerk imitierenden Brookesiinae gibt es zwei verschiedene Anpassungsformen, nämlich die Blatt- und die Zweigimitatoren. Erstere sind in Afrika (Gattung *Rhampholeon*) artenreich und kulminieren in den stark lateral zusammengedrückten, blattförmigen Arten *R. kersteni* und *R. spectrum.* Ihre kurzen Schwänze lassen sich sogar als „Blattstiele" deuten, und die Flanken zeigen oft eine blattrippenartige Zeichnung. Letztere sind auf Madagaskar zahlreich (Gattung *Brookesia*) und zeichnen sich bis auf eine Art (die konvergent blattförmige *B. nasus*) durch einen mehr rundlichen Körperquerschnitt und relativ längere Schwänze aus (vgl. hierzu die zahlreichen Habitusabbildungen bei Brygoo 1978). Diese Formen haben oft eine flache Rückenzone, die lateral jeweils mit einer Reihe dorniger, abstehender Stachelschuppen besetzt ist. Wie Siebenrock

(1893) und Parker (1942: 80) beschrieben und abbildeten, ist bei *B. superciliaris* die darunter liegende Wirbelsäule extrem umgestaltet. Die Gelenkflächen der Rückenwirbel sind doppelt miteinander verbunden und durch akzessorische Bögen überdacht; gemeinsam mit den ebenfalls umgestalteten Zygapophysen entsteht ein kompliziertes „Sparrenwerk" (Siebenrock l.c.: 100, = „vertebral basket-like work": Parker l.c.: 80), das dem Rückenmark und den Rückenmuskeln eine außergewöhnlichen mechanischen Schutz verleiht. Nach Parker (l.c.: 82) besitzen auch *B. stumpffi* und *B. ebenaui* eine entsprechende Wirbelkonstruktion. „Warum die Natur gerade bei diesem Thiere den Rückgrathstreckern den außergewöhnlichen Schutz verliehen hat, wird wohl erst aufgeklärt werden, wenn man über die biologischen Verhältnisse dieses Thieres genauere Kenntnis erlangt haben wird" (Siebenrock l.c.: 102). Diese fragende Reflexion Siebenrocks dürfte heute damit zu beantworten sein, daß die Akinese der *Brookesia*-Arten die herausragende biologische Besonderheit dieser Geschöpfe ist.

Meine Vermutung, hier einen Zusammenhang zwischen der aberranten Wirbelstruktur und der Akinese gefunden zu haben, bestärkte sich durch die Verhältnisse, die bei dem anolinen Leguan *Chamaelinorops barbouri* vorliegen und die in einem analogen Sinne neu gedeutet werden können. Diese Art — die einzige ihrer Gattung — zeichnet sich ebenfalls durch eine hochaberrante Wirbelstruktur aus (Etheridge 1960, Forsgaard 1982), besitzt ebenfalls eine kryptische Färbung und eine „dead stick appearance" (Schwartz & Inchaustegui 1980: 56). Angesichts dieser Parallelen ist es faszinierend zu erfahren, daß auch dieser Leguan „remained immobile in a mass of plant debris despite collector's activities immediately adjacent to his retreat" (Schwartz & Inchaustegui l.c.: 55 f.). Die zitierten Autoren deuten die kryptische Tracht und das kataleptische Verhalten als die Strategie eines Lauerjägers, was sicher teilweise — auch für Chamäleons — zutrifft. Die damit aber völlig rätselhaft bleibende Wirbelstruktur wird von Forsgaard (1982) als mögliche Anpassung an besondere Springfähigkeit oder als Vorrichtung zu besonders gesteigerten Kopfbewegungen beim Imponieren gedeutet, ohne daß er einen Bezug auf das so stark nischenbezogene Aussehen und Verhalten des Tieres herstellt.

In diesem Zusammenhang war auch zu prüfen, ob etwa die kryptische und Akinese übende teiide Gattung *Echinosaura* (Dunn 1944, Mertens 1946, Leviton & Anderson 1966), deren Vertreter eine recht flache Rückenzone aufweisen, entsprechende Wirbelspezialisationen zeigt. Auf die überraschende Konvergenz dieser Tiere mit *Brookesia* habe ich früher (Böhme 1974: 82) schon hingewiesen. Doch zeigte ein *Echinosaura*-Skelett unserer Sammlung (ZFMK 7274) Wirbel, die denen verglichener Nachbargattungen (*Neusticurus, Pholidobolus*) entsprachen.

Eine gedankliche Synthese aller angesprochenen Aspekte (kryptische,

somatolytische Tracht, Akinese und Wirbelform) könnte folgendermaßen aussehen:

— Zweifellos hat die Phytomimese der hier besprochenen Echsen außer einer Tarnfunktion gegenüber der Beute auch Schutzfunktion gegenüber Feinden.

— Letztere muß gegen sich optisch orientierende Feinde gerichtet sein, da sie gegenüber sich olfaktorisch orientierenden Jägern, z. B. räuberischen Säugern, sinnlos wäre. Zudem muß es sich vor allem um solche visuell jagenden Feinde handeln, die optisch schlecht oder gar nicht akkomodieren können. Es ist daher in erster Linie an Vögel zu denken.

— Wie bereits im ersten Teil dieser Arbeit erwähnt, wird die somatolytische Funktion der *Brookesia*-„Rückensäge" nur in der Aufsicht wirksam, was ebenfalls für von oben kommende Predatoren spricht.

— Es ist leicht vorstellbar und von vielen Vögeln bekannt, daß sie ein Objekt mit Schnabelhieben untersuchen, wenn sie sich über seine Freß- oder Genießbarkeit im unklaren sind. Diese Unklarheit kann entstehen, wenn sich die hier diskutierten Echsen plötzlich fallenlassen und reglos liegenbleiben. Probeweise Schnabelhiebe müßten aber bei nicht besonders geschützten Echsen zu schweren Verletzungen führen und das Tier außerstande setzen, seine Akinese weiter durchzuhalten. Eine Knochenpanzerung jedoch, wie bei *Brookesia* und *Chamaelinorops* vorhanden, bekäme hier einen überragenden Selektionsvorteil.

— Diese Hypothese impliziert auch, daß die sich fallenlassenden und reglos am Boden verharrenden Tiere auch richtig landen und nicht die ungeschützten Partien darbieten. Hier gewinnt die bereits von Siebenrock (1893: 27) gemachte, seither aber vergessene Beobachtung (vgl. Kluge 1967, Baird 1970), daß *Brookesia superciliaris* „Cranoliti" besitzt, welche offenbar den verkalkten Endolymph-Säcken vieler Gekkoniden und mancher Iguaniden entsprechen, neue Aktualität. Es fällt auf, daß die von Kluge (1967: 17) aufgeführten und vergrößerte Endolymph-Säcke besitzenden Iguaniden sämtlich ans Klettern spezialisierte Gattungen sind. *Chamaelinorops* ist darunter (vgl. Etheridge 1960)! Die Funktion des endolymphatischen Systems ist „poorly understood" und „still open for study" (Kluge l.c.: 17), doch ist unübersehbar, daß ein Zusammenhang zwischen seiner Ausbildung und hoher Spezialisation ans Klettern einschließlich Akinese übender Formen besteht. Die einzige Agamide, bei der Moody (1980: 72) kürzlich vergrößerte und verkalkte Endolymph-Säcke auffinden konnte, ist bezeichnenderweise *Cophotis ceylanica!* Die Frage einer Funktion dieser Kalksäcke als statisches Zusatzorgan sollte daher verfolgt werden.

Abschließend ist einzugestehen, daß der zweite Teil dieser Arbeit weitgehend spekulativ ist. Ich halte es jedoch nicht nur für legitim, sondern für wünschenwert, auch dann gedankliche Konstruktionen als Hypothesen zur

Diskussion zu stellen, wenn ihre Veri- bzw. Falsifizierung derzeit noch nicht möglich ist. So liegt z. B. ein experimenteller Test, ob die Akinese bei *Brookesia* und *Chamaelinorops* wirklich gegenüber ihren potentiellen Vogel-Predatoren funktioniert, oberhalb unserer praktischen Möglichkeiten. Die Idee kann aber andere Forscher zu einer Nachprüfung stimulieren, denen die Möglichkeiten dazu näher liegen als uns.

Danksagung

Ich danke Dr. Dick Hillenius, Amsterdam, für die Ausleihe des Paratypus von *C. laterispinis* und Drs. Charles J. J. Klaver, Groningen, für die Möglichkeit der Einsichtnahme in die unpubliziert gebliebene Thesis von Hechenbleikner. Für mich ermutigenden Gedankenaustausch bin ich Dr. Scott Moody, Athens/Ohio, der mich auf das Manuskript Forsgaard hinwies, und Karl Forsgaard, Seattle/Washington, verbunden, der mir seine noch im Druck befindliche Arbeit über *Chamaelinorops* vorab zugänglich machte.

Ornithologische und ethologische Aspekte der formulierten Hypothesen diskutierten mit mir meine Kollegen am Museum Frau Dr. Renate van den Elzen und Dr. Klaus Busse in dankenswerter Weise.

Zusammenfassung

Aus dem Süden Tanzanias wird *Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis* ssp.n. beschrieben. Seine äußeren Merkmale werden als die eines in Bodennähe lebenden Chamäleons interpretiert und in Bezug auf die Lebensweise diskutiert.

Daraus ergibt sich der Anlaß, allgemeiner die Verknüpfung von Struktur- und Verhaltensmimese bei Bodenchamäleons (Brookesiinae) und anderen Echsen zu diskutieren. Die hochaberranten Wirbelformen bei *Brookesia* und dem anolinen Iguaniden *Chamaelinorops* werden erstmals mit der kryptischen Tracht und dem akinetischen Verhalten dieser Tiere in Verbindung gebracht. Dabei wird die Hypothese formuliert, daß der entscheidende Selektionsvorteil einer dorsalen Knochenpanzerung vor allem gegen Vogel-Predatoren gerichtet ist und es ermöglicht, auch bei einem Schnabelhieb die eingenommene Akinese durchzuhalten. Eine weitere Hypothese betrifft die Funktion verkalkter Endolymph-Säcke, die nur bei hochspezialisierten Kletterern (Gekkoniden, manchen Iguaniden, der Agamide *Cophotis ceylanica*, sowie *Brookesia*) angetroffen werden, und deutet sie als zusätzliches statisches Organ.

Summary

Chamaeleo laterispinis brookesiaeformis ssp.n. from Southern Tanzania is described. Its external characters are related to its life habits and interpreted as characteristic for a ground dwelling chameleon rather than for an arboreal one.

This gives an impulse to discuss the interrelations between structural and behavioural camouflage in brookesiine chameleons and other lizards more generally. The highly aberrant dorsal vertebrae of *Brookesia* and the anoline iguanid *Chamaeli-*

norops are related here to the cryptic appearance and acinetic behaviour of these animals. The hypothesis is offered that the main advantage of a bony dorsal „shield" is directed against bird predators and enables the lizard to maintain its acinetic and rigid appearance even if hit by a bird's bill. Another hypothesis concerns the function of calcified endolymphatic sacs, which are found only in highly specialized climbers (gekkonids, some iguanids, the agamid *Cophotis ceylanica,* as well as *Brookesia*), and interpretes them as additional static organs.

Literatur

Baird, I.L. (1970): The anatomy of the reptilian ear. — In: Gans, C., & T. Parsons (Hrsg.): Biology of the Reptilia, vol. 2, London, New York (Academic Press), S. 193–275.

Böhme, W. (1974): Ein seltenes Zwergchamäleon aus Madagaskar. — Salamandra, Frankfurt am Main, 10: 80–82.

— & C.J.J. Klaver (1980): The systematic status of *Chamaeleo kinetensis* Schmidt, 1943 (Sauria: Chamaeleonidae) from the Imatong Mountains, Sudan, with comments on lung and hemipenial morphology within the *C. bitaeniatus*-group. — Amphibia–Reptilia, Wiesbaden, 1: 3–17.

— & — (1981): Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis* Tornier, 1899 (Sauria, Chamaeleonidae). — Amphibia–Reptilia, Wiesbaden, 1: 313–328.

Brygoo, E. (1978): Reptiles Sauriens Chamaeleonidae. Genre *Brookesia* et complément pour le genre *Chamaeleo.* — Faune de Madagascar, 47: 173 S.

Burrage, B.R. (1973): Comparative ecology and behaviour of *Chamaeleo pumilus pumilus* (Gmelin) and *C. namaquensis* A. Smith (Sauria: Chamaeleonidae). — Ann. South Afr. Mus., Cape Town, 61: 1–158.

Dunn, E.R. (1944): Notes on Colombian herpetology: II. The lizard genus *Echinosaura* (Teiidae) in Colombia. — Caldasia, Bogotà, 2: 397–398.

Etheridge, R.E. (1960): The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. — Unpubl. Thesis, Univ. Ann Arbor/Michigan, 236 S.

Forsgaard, K. (1982): The axial skeleton of *Chamaelinorops.* — Festschrift Prof. Dr.E.E.Williams, Cambridge/Mass., im Druck.

Hechenbleikner, H. (1940): The Chamaeleonidae. — Unpubl. Thesis, Harvard Univ. Cambridge/Mass., 394 S.

Hillenius, D. (1959): The differentiation within the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768. — Beaufortia, Amsterdam, 8, No. 89: 1–92.

— (1978): Notes on chameleons V. The chameleons of North Africa and adjacent countries, *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus) (Sauria: Chamaeleonidae). — Beaufortia, Amsterdam, 28 (345): 37–55.

Klaver, C.J.J. (1981 a): Lung-morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. zool. Syst. Evolutionsf., Hamburg, 19: 36–58.

— (1981 b): Chamaeleonidae. *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) – Gemeines oder Gewöhnliches Chamäleon. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 1, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.), S. 217–238.

— & W. Böhme (im Druck): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria), with special reference to hemipenis morphology.

Kluge, A.G. (1967): Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., New York, 135: 1–59.

Leviton, A.E., & S.C. Anderson (1966): Further comments on the behaviour of the Panamanian *Echinosaura horrida.* — Herpetologica, 22: 160.

Loveridge, A. (1932): New reptiles and amphibians from Tanganyika territory and Kenya colony. — Bull. Mus comp. Zool., Cambridge/Mass., 72: 375–387.

— (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika territory. VII. Herpetology. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge/Mass., 74: 197–416.

Mertens, R. (1942): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. — Abh. senck. naturf. Ges., Frankfurt am Main, 471: 1–108.

— (1951): *Brookesia stumpffi,* ein madagassisches Zwergchamäleon in Gefangenschaft. — Aquar. Terrar. Z., Stuttgart, 4: 329–330.

— (1971): Zur Kenntnis der intraspezifischen Formenvielfalt bei Reptilien. — Zool. Beitr., Berlin, N. F. 17: 13–31.

Moody, S.M. (1980): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). — Unpubl. Thesis Univ. Ann Arbor/Michigan, 373 S.

Parker, H.W. (1942): The lizards ot British Somaliland. — Bull. Mus. comp. Zool., Cambridge/Mass., 111: 1–101-

Rands, A.S. (1961): A suggested function of the ornamentation of East African forest chameleons. — Copeia, 1961: 411–414.

Schwartz, A., & S.J. Inchaustegui (1980): The endemic Hispaniolan lizard genus *Chamaelinorops.* — J. Herpetol, 14: 51–56.

Siebenrock, F. (1893): Das Skelet von *Brookesia superciliaris* Kuhl. — Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Cl. 102: (Abth. I): 71–118.

Werner, F. (1912): Das Bodenbewohnen des Chamäleons. — Bl. Aquar. Terrarienk., 40: 7–9.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1.